棚井敏雅*: 葉の微細脈によるカエデ属の分類学的再検討

Toshimasa TANAI*: Taxonomical reinvestigation of the genus *Acer* L., based on vein architecture of leaves

被子植物の分類学的基準として葉形態は植物学者の間ではほとんど関心がない。葉は多様な環境や淘汰の過程で可塑性があるという考えに一部は基因し，また一方では記載するには困難なほどに外観的に多様な特徴を示すことに原因があろう。属または種のレベルでの分類において，葉形態は他の栄養器官とともに補助的に用いられることはあっても，科以上のレベルに用いられることは二三の例外を除いては全くない。

これに反して，被子植物化石の研究では対象の大部分は葉化石であり，しかも保存状態からも葉印象によらざるをえない場合が多い。表皮細胞や気孔構造を現生種と比較研究できる炭化葉化石を除いては，葉印象化石の研究方法には19世紀以降とくに著しい進歩もなかった。多くの古植物学者の方法は，「葉形・脈系・葉縁などの外形が現生種に近似するということを Herbarium の標本と比較する」という方法である。研究材料の大半が断片的な葉印象であること，および現生種の葉の記載が余りにも簡単であることから考えれば，これはやむをえない研究過程であった。しかし，この多分に絵合せ的な結果として，誤った同定がしばしば行なわれ，現在では再検討すべき化石種は東アジア地域に限ってもかなりの数になる。現生種に比較的近縁な中新世後期 (10 m. y.) 以降の種はまだしも，時代の古いものほど誤って同定された化石種は多い。とくに，被子植物が出現した初期の中生代末〜古第三紀の化石葉には，属の同定には問題が多いので，被子植物の起源に関して誤った考えを導く結果となることが指摘されている (Doyle & Hickey, 1975)。したがって最近では一部の古植物学者の間に，被子植物化石葉の分類の正確を期するために，葉形態を詳細に記述すること—leaf architecture の記載法の試案 (Hickey, 1973; Dilcher, 1974) や，さらに脈系や葉縁の特徴に主としてよる双子葉類の分類系の試み (Wolfe, 1973; Hickey & Wolfe, 1975) もある。また，植物学者の間でも，葉形態の記述の正確性と統一を図ろうという提案も少なくない (Mouton, 1970; Melville, 1976)。

筆者も古典的な研究方法から一歩脱却するために，葉形態の詳細な検討をこの数年間とくに続けてきた。このために現生葉の cleared leaf 標本を作成し，微細脈の単位まで化石葉と比較する方法を試みている。これによって従来の誤同定をかなり防ぐことが

---

* 北海道大学理学部地質学鉱物学教室 Department of Geology & Mineralogy, Hokkaido University, Sapporo.

できたと同時に，この研究を通じて現生種の脈系について多くの新知識が得られるようになった。このたびカエデ属に関して，ある見通しが得られたのでその概略を述べ，関心ある方々の御批判を得たいと考える。

この研究に際しては，1973—1974年にアメリカ地質調査所 (Menlo Park, Calif.)に滞在中に古植物学研究室の J. A. Wolfe 博士から多くの便宜と示唆を与えられ，とくに所蔵するスライド標本の検討を許された同博士に厚く感謝する。また，スウェーデン自然史博物館の H. Tralau 博士，ハーバード大学樹木園の R. A. Howard 博士，ニューヨーク植物園の H. F. Becker 博士からは，現生葉標本の供与について便宜をうけたことを記して謝意を表する。

1. **カエデ属の分類** カエデ属 (*Acer* L.) はムクロジ目 (Sapindales) に属し，金銭槭属 (*Dipteronia* Oliv.) との2属から成るカエデ科 (Aceraceae) をつくる。カエデ属の分類学的研究は古くから極めて多いが，分類学的基準としてどの形質を重視するかによって，意見が分れるところとなる。これらの多くの研究は緒方 (1967) が批判的に総括しているので，世界の多数の種の系統を論じたもののみをここではあげるに止める。

カエデ属を系統的に初めて分類したのは Pax (1885-1886) であるが，さらにその後多少の改訂を行ない化石種との関係も論じ，世界の 114 現生種を13節 (Section) に分けた (Pax, 1902)。彼は雄蕊と花盤の関係位置を重視し，花盤の発達が悪くて雄蕊が子房の基部につくものを原始型と考えた。Pax の分類系はその後 Rehder (1905) によって新たに1節 (Sect. Arguta) が加えられ，さらに Rehder は種の分類学的再整理や再配列を行ない (1911•1922•1927), Sect. Acer と Sect. Negundo の2節，Acer 節を 13列 (Series) に分類し (1949)，現在ではこの Pax-Rehder の分類系が一般に用いられることが多い。

小泉 (1911a, b) は日本産のカエデ属を系統的に分類し，花盤の形と雄蕊との関係位置，花序や花の性，がく片の数などに基礎をおき，さらに葉形をも考慮して19節に分けた。また Pojarkova (1933) はそれまでの分類系を再検討して17節・32列に分け，化石資料をも考慮に入れてそれぞれの地理的分布や系統関係なども詳細に論じた。桃谷 (1961, 1962) はさらに種子の蛋白質の性質を加えて，世界の 128 種を3亜属・15節に分類し各種間の系統を論じた。中国本土はカエデ属の現生種が最も豊富である。Fang (1939, 1966) はそれらを検討して2亜属・19節に分けたが，その分類基準は Pax-Rehder の分類系にほぼ準じている。その後，緒方 (1965, 1967) はさらに材の性質を加え，芽・花序・花の性と構造・果実・胚・葉・材など総ての特徴を総合的に考慮して，世界の 140 種を 26 節に分類した。

カエデ属の葉は単葉から複葉，また単葉でも無裂葉から掌状葉まで種によって異なるが，それぞれの種でも葉形はかなり変化に富み，各節の分類において葉形は必ずしも基準となり難いことが多い。そこで葉の脈系の特徴が，上述の多くの人々の分類系とどの

ような関係にあるかを比較検討してみた。

2. 葉の微細脈の検討方法　野外または植物園で成木と考えられるものから充分に成長した標準形の葉を採集して標本としたが，外国から送られてきた標本の一部には若葉も含まれている。葉を Clear するには色々の方法があるが，Wolfe 博士の示唆によって次の手順に従った。

(1) 乾燥葉標本を KOH の10%溶液に1〜2日浸し，(2) 水洗した後に醋酸にて中和させ，次亜塩化カリ漂白剤（または家庭用漂白剤）で漂白して，再びよく水洗する。(3) 抱水クロラール液（抱水クロラール150に対し水100の割合）の中に約12時間浸した後に水洗する。(4) アルコールにて脱水してサフラニンOで着色し，透明度をよくするためにそれをトルエンに浸す。(5) この標本を2枚のガラス板の間に永久プレパラート用の封入剤で封入してスライドを作る。

現在までに筆者が作成した標本は75種，アメリカ地質調査所の標本は92種である。両者には重複があるので，緒方（1967）があげた140現生種の中で標本の入手できないものを除くと，世界のカエデ属117種について検討することができた。スライド標本を通常は25〜50倍*の顕微鏡下で脈系を観察した。葉の中心部と端部では微細脈のパターンが多少異なることがあり，また脈端の特徴は二次脈に接する部分とそれから離れた三次脈間では異なることもある。したがって，それぞれの種を代表する脈系は，単葉ではほぼ中心部，掌状葉では中央裂片の中心部で，三次脈間の網状脈と脈端をとるようにした。

3. 微細脈によるカエデ属の分類　現生の117種について脈系を検討した結果，多角形の網状脈とその中に見られる脈端の性質が，種においてほぼ一定し，また節によってある纏った特徴を示すことが分った。すなわち，(1) 脈端が2回以上分岐するものと，(2) 脈端を欠くか，または脈端が1本 (single) 〜1回分岐に終るもの，との2群に大きく分けられる。これらの結果を従来のカエデ属の分類系と比較すると，Pax-Rehder • Pojarkova • 小泉 • 桃谷らの分類系よりも，緒方の分類系とほとんど一致する。緒方以外の分類系では，上述の (1) と(2)の特徴をもつ種が同一節の中に混在するが，緒方の分類系では二三の例外を除くと同一の節では脈端はほぼ共通した特徴を示している。

緒方の分類系の中で，(I) 群に属する節は Macrantha • Spicata • Palmata • Glabra • Arguta • Negundo • Cissifolia • Trilobata • Pubescentia • Macrophylla • Indivisa の11節，(II) 群に属するものは Distyla • Parviflora • Rubra • Platanoidea • Campestria • Acer • Goniocarpa • Saccharina • Integrifolia • Syriaca • Trifoliata • Lithocarpa • Laurina • Decandra • Pentaphylla の15節である。緒方の分類に従って各節の特徴を簡単に述べることにする。

---

* 化石と比較する必要があるため，これ以上の倍率に上げることは化石の保存状態から考えて無理がある。

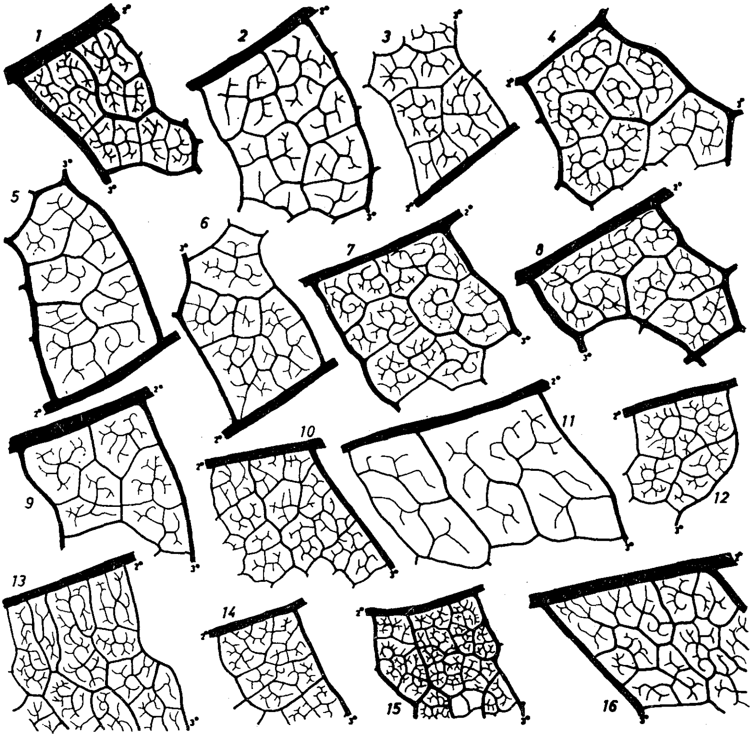

Fig. 1. Fine venation of leaves of some species belonging to the I group of *Acer* ×10.

1. *A. davidii* Franch. (Sect. Macrantha), U.S.G.S. slide no. 1185b.
2. *A. rufinerve* S. et Z. (Sect. Macrantha), H. U. P. B. slide no. 237.
3. *A. micranthum* S. et Z. (Sect. Macrantha), U. S. G. S. slide no. 8608.
4. *A. japonicum* Thunb. (Sect. Palmata), U. S. G. S. slide no. 8600.
5. *A. ukurunduense* Trautv. et Mey. (Sect. Spicata), U. S. G. S. slide no. 9613.
6. *A. argutum* Maxim. (Sect. Arguta), U. S. G. S. slide no. 8578.
7. *A. sinense* Pax (Sect. Palmata), U. S. G. S. slide no. 7622.
8. *A. laevigatum* Wall. (Sect. Palmata), U. S. G. S. slide no. 7629.
9. *A. henryi* Pax (Sect. Cissifolia), U. S. G. S. slide no. 8597.
10. *A. negundo* Linn. (Sect. Negundo), U. S. G. S. slide no. 935c.
11. *A. cissifolium* (S. et z.) K. Koch. (Sect. Cissifolia), U. S. G. S. no. 8578 a.
12. *A. glabrum* Torr. (Sect. Glabra), U. S. G. S. slide no. 315.
13. *A. carpinifolium* S. et Z. (Sect. Indivisa), U. S. G. S. slide no. 6780.
14. *A. macrophyllum* Franch. (Sect. Macrophylla), U. S. G. S. slide no. 306b.
15. *A. pubescence* Franch. (Sect. Pubescentia), H. U. P. B. slide no. 828.
16. *A. tataricum* Linn. (Sect. Trilobata), U. S. G. S. slide no. 6781.

a)　I群について (Fig. 1)

この群に含められる種の脈系は，とくに脈端が areole の中で通常2回以上分岐するが，1回分岐が混在することもあり，脈端の特徴は節によって多少異なる。

Macrantha 節に属する種の中で未検討の *A. chienii* と *A. metcalfii* を除く 19 種は，いずれも脈端が3回以上分岐し，しかもその分岐状態が不規則である。areole がやや不完全の場合がしばしば認められ，とくに *A. hookeri*•*A. micranthum*•*A. sikkimense*•*A. maximowiczii* にその傾向が著しい。この節は Macrantha • Rufinervia • Micrantha の3列に分けられているが，各列の種の間では脈系の特徴は区別し難い。

Spicata 節の3種では脈端が3回以上分岐して，その先端が漸尖し，また分岐状態も不規則である。この特徴は *A. spicatum* と *A. caudatum* にとくに著しい。

Palmata 節では33種が Sinensia • Palmata • Laevigata の3列に分けられているが，各列の間では脈系のとくに著しい相違は認め難い。1種の例外を除くと，いずれも脈端は比較的規則正しく数回分岐してその先端が漸尖し，areole 中で複雑なパターンを示す。ただ *A. flabellatum* (Sinensia 列) だけは脈端の1〜2回分岐が混在し，他の種よりもパターンは簡単である。Laevigata 列の5種*は一般に全縁状単葉を有し，多くの研究者によって Integrifolia 節に含められたこともあるが，三次および四次脈が太い**ということ以外は，脈端の特徴は他の2列と区別することは全くできない。

Glabra 節 • Arguta 節では脈端の分岐がやや不規則で，1回〜数回分岐が混在し，しかもその先端が截状に太く終る。

Negundo 節 (*A. negundo*) と Cissifolia 節 (*A. cissifolium* • *A. henryi*) は3〜5出複葉をもつことや果実の形質などが近似するが，分類に関しては従来から異なった意見がある。脈端の特徴から見るとこの2節はやや異なり，*A. negundo* は1〜2回分岐が混在してむしろ Arguta 節の脈端に近似する。Cissifolia 節の2種では脈端が2〜数回不規則に分岐して脈系は近似するが，*A. cissifolium* では areole が2倍以上大きく，また脈端が太く終るが，*A. henryi* では脈端が漸尖するという相違がある。

Trilobata 節の4種は葉形 • 果実とも近似の性質を示すが，脈系も極めてよく似ている。とくに areole が小さいことや数回分岐する脈端の特徴はいずれの種にも共通している。脈端のパターンは Palmata 節よりも複雑であるが，分岐はやや不規則である。Pubescentia 節は *A. pubescens* の1種しか検討していないが，areole は小さく脈端は2〜3回不規則に分岐する。

Macrophylla 節は北アメリカ西部に現生する *A. macrophyllum* 1種から成り，Spicata 節や Lithocarpa 節にかって含められたこともある。areole は比較的小さく，

---

* 5種の中で *A. dimorpholium* と *A. reticulatum* は未検討である。

** カエデ属では厚質葉は薄質葉よりも脈が一般に太く，areole は太い脈で形成されている。

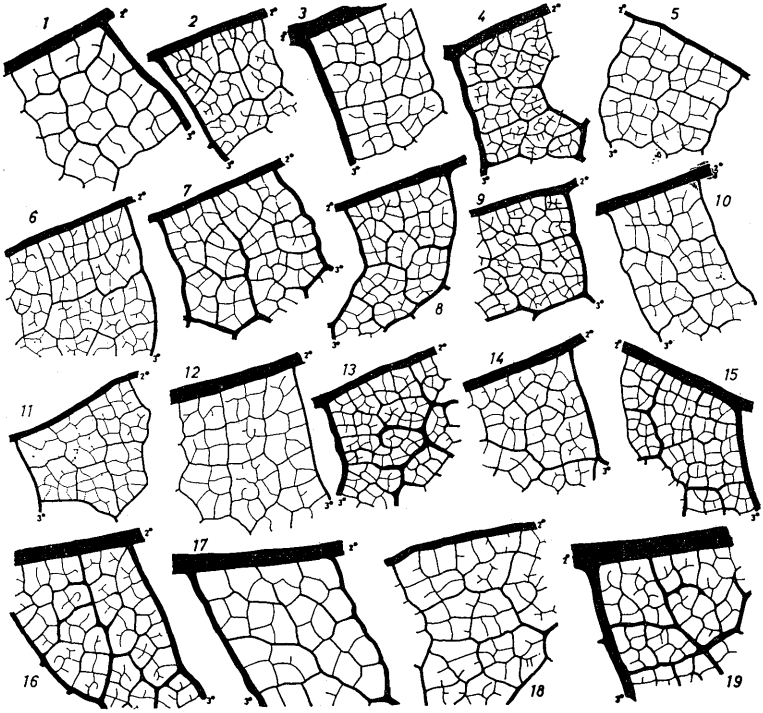

Fig. 2. Fine venation of leaves of some species belonging to the II group of *Acer* ×10.

1. *A. distylum* S. et Z. (Sect. Distyla), U. S. G. S. slide no. 8589b.
2. *A. nipponicum* Hara (Sect. Parviflora), U. S. G. S. slide no. 8612.
3. *A. rubrum* Linn. (Sect. Rubra), U. S. G. S. slide no. 1181c.
4. *A. turkestanicum* Pax (Sect. Platanoidea), U. S. G. S. slide no. 9630.
5. *A. mono* Maxim. (Sect. Platanoidea), U. S. G. S. slide no. 8609.
6. *A. campestre* Linn. (Sect. Campestria), U. S. G. S. slide no. 1186.
7. *A. pseudoplatanus* Linn. (Sect. *A*cer), U. S. G. S. slide no. 9626a
8. *A. opalus* Mill. (Sect. Goniocarpa), U. S. G. S. slide no. 9622b.
9. *A. monspessulanum* Linn. (Sect. Goniocarpa), U. S. G. S. slide no. 9620.
10. *A. heldreichii* Orph. (Sect. Acer), U. S. G. S. slide no. 9617.
11. *A. nigrum* Michx. (Sect. Saccharina). U. S. G. S. slide no. 1183b.
12. *A. saccharum* Marsh. (Sect. Saccharina), U. S. G. S. slide no. 815.
13. *A. syriacum* Boiss. et Gaill. (Sect. Syriaca), U. S. G. S. slide no. 9628.
14. *A. triflorum* Kamarov (Sect. Trifoliata), U. S. G. S. slide no. 8624.
15. *A. oblongum* Wall. (Sect. Integrifolia), U. S. G. S. slide no. 9.
16. *A. villosum* Wall. (Sect. Lithocarpa), H. U. P. B. slide no. 884.
17. *A. laurinum* Hassk. (Sect. Laurina), U. S. G. S. slide no. 8617.
18. *A. pentaphyllum* Diels (Sect. Pentaphylla), U. S. G. S. slide no. 8617.
19. *A. decandrum* Merr. (Sect. Decandra), H. U. P. B. slide no. 160.

脈端は2～3回分岐してその先端は截状に太く終る。葉形は Campestria 節の種に似るが脈端は全く異なり，果実の特徴は Lithocarpa 節のものにやや似る。

Indivisa 節は日本にのみ現生する *A. carpinifolium* から成り，カバノキ科 *Carpinus* 属にやや似た特有な葉をもつ。桃谷 (1962) は蛋白質の性質から亜属 (subgen. Indivisa) とし，また緒方 (1967) は材の放射組織が他のカエデ属の種とは異なった特徴を示すことを指摘している。脈系も他の種とはやや異なって特有なパターンを示し，脈端は長四角形の areole 中に2～数回不規則に分岐している。

b) II群について (Fig. 2)

この群に含められる節は1～2種の例外を除けば，areole 中に脈端をほとんど欠くか，または脈端の分岐が1回で止まるという特徴をもっている。

Distyla 節と Parviflora 節はそれぞれ *A. distylum* と *A. nipponicum* の1種のみから成り，前者は Macrantha 節に後者は Spicata 節にかつて含められたこともあった。*A. distylum* では areole 中に脈端をほとんど欠き，まれに1本 (先端が短く分岐することもある) が発達する。*A. nipponicum* の脈系は前者に似るが，areole が小さくまた脈端の発達がやや多い。緒方が指摘しているように，両者は多くの特徴を共有しているので近縁であるかもしれない。

Rubra • Platanoidea • Campestria の3節は二三の例外を除いて，ほとんど似たような脈系を示し，多角形の areole 中に脈端が欠けるか，または1本 (まれに短く先端が1回分岐) がある。Rubra 節の Eriocarpa 列 (*A. saccharinum*) は Rubra 列 (*A. rubra* • *A. pycnanthum*) よりも areole が小さい。Platanoidea 節の16種の中で12種を検討できたが，2種を除くとII群の典型的な脈系を示す。しかし，*A. longipes* と *A. turkestanicum* では大半の areole 中に1本～1回分岐の脈端を有し，Platanoidea 節の他の種とはやや異なる。Campestria 節の *A. campestris* と *A. miyabei* とは葉形 • 果実の特徴など近似するが，脈系も極めてよく似ている。

Acer 節と Goniocarpa 節はヨーロッパ～西アジアに主分布域をもち，脈系は両者とも似ている。Acer 節では areole が比較的小さく，脈端は殆んど欠けるが，まれに弱い1本が認められる。Acer 列と Velutina 列では脈系には殆んど相違を認め難い。Goniocarpa 節の脈系は Acer 節にほぼ似ており，とくに Opulina 列は Acer 節と区別が困難である。一方，Monspessulana 列に属する4種*は必ずしも纒った特徴を示していない。*A. monspessulanum* はむしろ Opulina 列に似た脈系を示すが，*A. cinerascencs* と *A. turkomanicum* は脈端が不規則で，1～2回分岐が areole 中に混在し，まれに single の脈端も認められ，II群としてはこの2種はやや特異である。緒方 (1967, p. 40) が指摘しているように，Opulina 列と Monspessulana 列とは葉形や花

---

* この中で *A. assyriacum* は未検討である。

序の特徴が異なるが，脈系から見ても Goniocarpa 節は纒っていない。

Saccharina 節では areole が一般に小さく，その中に脈端は殆んど発達しないが，まれに single が認められる。この節は北アメリカ東部～中部に分布する5種から成るが，果実の特徴は極めて近似し，脈系も areole の大きさの多少の相違を除けばよく纒っている。

Integrifolia 節には Pax (1885) 以来多くの研究者によって長卵形の全縁状葉をもつ種が殆んど含められていたが*，緒方は *A. oblongum*・*A. buergerianum*・*A. paxii* の3種のみとした。実際にこれらの3種は脈系が極めて近似し，areole は小さいが太い脈で囲まれ，脈端が殆んどないかまたは single がまれに認められる。Syriaca 節は緒方が設けた節で4種から成るが，*A. syriacum* と *A. orientale* の2種を検討した限りでは Goniocarpa 節の Opulina 列に脈系は近似する。

Trifoliata 節は3出複葉形の5種から成り，葉形は Negundo および Cissifolia 節にやや似るが脈系は全く異なる。すなわち，不規則な4～5角形の areole 中には脈端が殆んど欠けるか，まれに single が認められる。Pojarkova は Grisea 列と Mandshurica 列とに分けたが，後者の areole がやや大きい以外は脈系には相違が認め難い。

Lithocarpa 節の6種の中で *A. villosum*・*A. franchetii*・*A. diabolicum* の3種を検討できた。比較的小さい多角形の areole 中に single または1回分岐の脈端が発達し，まれに脈端を欠く場合もある。葉形・果実とも共通した特徴を示し，脈系から考えても纒った節である。

Laurina 節は長卵形・全縁状の常緑葉をもつ *A. laurinum* の1種から成る。4～5角形の大きい areole が太い脈で囲まれ，脈端をほとんど欠き，ごくまれに single の弱い脈端が認められる。脈系は Integrifolia 節の一部にやや似るが，areole が2倍以上大きいことは特有である。Decandra 節も *A. decandrum* の1種から成り，従来は Integrifolia 節に含められていたが，花の性・花序・花盤の特徴などから独立した節**がたてられた（緒方，1967, p. 153）。葉は長卵形・全縁状で，脈系の特徴は Integrifolia 節に極めてよく似ている。Lithocarpa 節にも似ているが，areole 中に脈端を殆んど欠くという点では Integrifolia 節に近似している。

A. pentaphyllum（中国四川省～雲南省に現生）は皮針形・全縁・掌状の5～7小葉から成る特異な葉形を有し，Hu & Cheng (1948) は Pentaphylla 節を設けた。脈系の特徴はII群に属し，不規則な4～5角形の areole 中に脈端を殆んど欠き，まれに

---

* たとえば Pojarkova (1933) が Integrifolia 節に含めた *A. cordatum* は，葉形は *A. oblongum* に似るが，2～3回分岐する脈端を有し，明らかにI群 (Palmata) に属する。

** Fang (1966) はこの他に *A. machifolium*・*A. longicarpum* の2種とともに Hypoticarpa 節を設けた。

single の弱い脈端も認められる。脈系のパターンは Saccharina 節にやや似ているが，areole の大きさなども考慮すると Platanoidea 節に近似している。

4. **微細脈の分化** 被子植物の葉の特徴の1つは極めて複雑に発達した脈系である。この脈系は葉の生長過程を反映すると同時に，発生的にも系統的にも一定の過程を経て，種によってほぼ一定のパターンを示すようになるといわれている。脈系の分化については古くから多くの研究があって，基本的なことはすでに明らかにされているが，葉脈の前形成層の分化の詳細については必ずしも充分とはいえない。これについては原(1968)の review があるので，ここでは繰返す必要はないであろう。一般に主脈(primary vein)をもつ双子葉類の葉の場合には，二次脈(secondary veins)の前形成層は主脈から分岐して前進的に葉縁に向かい，葉の周縁成長に伴なって形成される。したがって，二次脈の形成は葉の生長方向に関連するが，三次脈(tertiary veins)以下は二次脈の間で分化するので，葉の生長方向とはとくに関連するとは限らない。

ここで筆者がとくに問題としている脈端の場合には，areole 中の分化については全く異なった見解がある。すなわち，(1) すでに存在していた areole を構成する葉脈の一部が，葉の生長過程で葉面の展開張力によって壊れるか，葉脈の結び付きが離れることによって脈端が形成される(Slade, 1957, 1959)，(2) 脈端は前進的に分化し，細胞の分裂活動が行なわれている時期に生ずる(Pray, 1954, 1955a, b)，(3) 脈端は前進的に一般に分化するが，葉脈の前形成層がその潜在的な発達コースを完成できないか，または完成してもその一部が葉肉細胞に分化することによっても脈端を生ずる。(Lersten, 1965; Hara, 1962)。

筆者は cleared leaf slide によって観察したのみで，並皮切片による細胞配列構造を観察したのではないので，これらの見解についての検討はできなかった。しかし，1,000種以上の双子葉類の cleared leaf 標本を現在まで観察した限りでは，Slade が主張したような“葉脈の結び付きが離れたと思わせるような脈端”は極めてまれで，むしろ一般的には叉状分岐的に脈端が前進的に areole 中に形成するように思われる。とくにカエデ属のI群の多くの種に認められるように，分岐した脈端が漸尖してしだいに不明瞭になって終る(維管束化の不徹底)ものは，葉脈の結び付きが離れたと考えるよりも，Pray が主張するように“前進的に分化して行った”と考えられる。また，II群の多くの種やI群の一部に認められるように，脈端が截状に太く終るものは，Hara が主張するように“葉脈細胞の一部が葉肉細胞に分化した”場合であるかもしれない。

いずれにしても脈端の特徴からカエデ属のすべての種が，2つの群に分けられることは極めて興味深い。多くの双子葉類について筆者が現在までに検討してきた限りでは，脈系とくに areole と脈端の特徴は各々の属の中で比較的よく纏っている場合が多い。しかし，*Ilex* 属のように葉の形態も多様で常緑・落葉性が含まれる属では，脈系も幾つかの群に分かれるようである。また，areole の大きさは同一種でも生育環境（とく

に気温と湿度条件）によって異なる場合も二三の属で分っており，今後充分に検討したい課題である。この場合でも脈端の特徴は種によってほぼ一定しているので，これが各々の属の中で系統的な意義をもつとすれば，化石葉との比較検討に極めて有効である。

5. カエデ属化石の時代的分布　カエデ属化石は北半球の各地から豊富に知られ，第三紀温帯林における1つの代表的な属である。筆者が検討した限りでは，確実なカエデ属化石は第三紀初期の暁新世（約65×10^6年前）にまで溯ることができる。北アメリカ・東アジア・北極地域の白亜系から報告された葉化石の大半は，確実にカエデ属に属するか疑わしい。第三紀の化石として知られるものは葉や羽果が大半で，ごくまれに材や花が知られ，カエデ属花粉は保存され難いためか第三系からの報告は比較的少ない。

筆者はカエデ属に深い関心をもって化石資料を集めて研究してきた。この属の進化系統と地理的分布の変遷は，北半球の温帯林発達史を解明する1つの鍵になると考えたからである（Tanai, 1972）。しかし，化石葉を分類して現生種との関係を明らかにすることは，カエデ属の場合にはとくに難しい。Walther (1972) はヨーロッパ中部の第三紀カエデ属の葉と現生種との関係について，葉形の他に表皮細胞や気孔の特徴を現生種と比較して系統を論じた。日本や北アメリカ西部の第三紀の場合には，化石葉の大半が印象標本であるために表皮細胞の検討は不可能である。そこで化石葉の脈系を微細脈の単位まで近似現生種と比較検討すると，両者の間には外形ばかりでなく脈端の性質においても極めてよい対応関係—近似性を確かめることができた。また，カエデ属の羽果は種子形態・2つの羽の開く角度・2つの羽果の付着部分の長さなどが，種において比較的安定した特徴となっていることが多い。これらの特徴を基準にして，羽果化石と現生種との比較もかなり有効である。

以上の点に留意しつつ東アジアと北アメリカの第三系から報告されているカエデ属化石をすべて検討した結果，東アジア（日本および隣接する大陸地域など*）から約37種，北アメリカから17種が識別でき，さらに微細脈などを比較することによって各化石種の類縁現生種も決定できた。たとえば，各裂片に大きな鋸歯をもつ5裂葉のカエデ化石が，東アジアや北アメリカ西部の第三系から多産する。これらは外形とくに鋸歯や三次脈の特徴などによって，*Acer ezoanum*（日本—樺太—カムチャッカ—アラスカ—オレゴンの中新統），*A. palaeodiabolicum*（日本—朝鮮—沿海州の中新—鮮新統），*A. oregonianum*（北アメリカ西部の漸新—鮮新統），*A. bolanderi*（北アメリカ西部の中新—鮮新統），*A. honshuense*（日本—沿海州の中新統）などが識別されている。この5種は葉形がやや変異にとみ識別が難しいこともあったが，微細脈の特徴によって区別され，さらに近似現生種との関係も明らかにされた（Fig. 3）。すなわち，*A.*

---

* 最近，沿海州の第三系から多くのカエデ化石が報告されているが，分類学的に多くの難点を含み，原標本の検討なくしては現生種との比較が困難なものは考察から除外した。

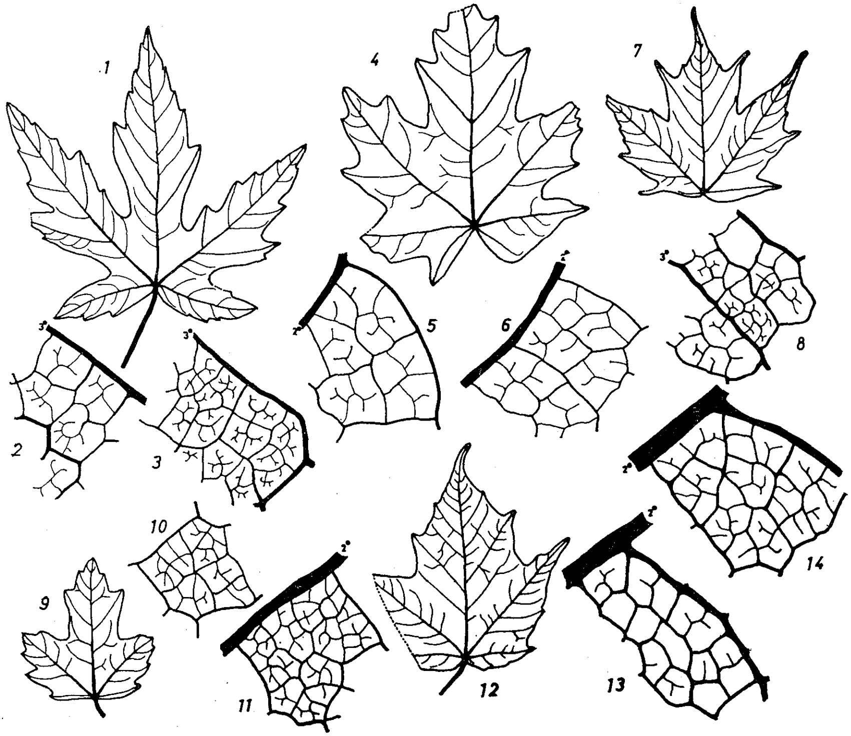

Fig. 3. Miocene five-lobed leaves of *Acer* and the comparison of their fine venation with those of the extant similar species.

1. *A. orgonianum* Knowlton. Trout Creek, Oregon (Middle Miocene). U. M. M. P. no. 44833, ×1/6.
2. *A. oregonianum* Knowlton. Trout Creek, Oregon (Middle Miocene). U. C. M. P. no. 604, ×10.
3. *A. macrophyllum* Pursh. U. S. G. S. slide no. 306b, ×10.
4. *A. ezoanum* Oishi et Huzioka. Seldovia Point, Alaska (Middle Miocene). USNM-Collection, ×1/3.
5. ditto, ×10.
6. *A. miyabei* Maxim. U. S. G. S. slide no. 9087b, ×10.
7. *A. honshuense* Tanai et Ozaki. Tatsumitoge, Tottori Prefecture (Late Miocene), T. P. M. no. 382, ×1/3.
8. ditto, ×10.
9. *A. bolanderi* Lesq. Table Mt., California (Late Miocene), U. C. M. P. no. 2765, ×1/3.
10. ditto, ×10.
11. *A. grandidentatum* Nutt. U. S. G. S. slide no. 1184c, ×10.
12. *A. palaeodiabolicum* Endo. Rubeshibe, Hokkaido (Early Pliocene), U H. M. P. no. 25896, ×1/2.
13. ditto, ×10.
14. *A. diabolicum* Blume. H. U. P. B. slide no. 235, ×10.

ezoanum はクロビイタヤ (*A. miyabei*), *A. palaeodiabolicum* はカジカエデ (*A. diabolicum*), *A. oregonianum* と *A. honshuense* はヒロハカエデ (*A. macrophyllum*), *A. bolanderi* はサトウカエデ (*A. saccharum*) またはオオキレハカエデ (*A. grandidentatum*) にそれぞれ近縁であり，同時に共産する羽果化石がこれらの関係を裏づけている。

北海道や北極地の古第三系から多産する *A. arcticum* は 3浅裂～無裂心臓形・鈍鋸歯状縁の葉で，外形は *Ampelopsis* または *Vitis* のある種に似るが，微細脈の特徴は Vitaceae とは全く異なる。外形・鋸歯・脈系の特徴から考えると，北アメリカ東部に現生するアメリカヤマモミジ (*A. spicatum*) に近縁である。北海道東北部の新第三系上部から産する *A. subcarpinifolium* の葉化石は，羽状脈をもつ長卵形の葉で *Carpinus* 属を思わせるが，脈系とくに脈端の特徴は *Carpinus* とは全く異なり，チドリノキ (*A. carpinifolium*) に近似する。メグスリノキ (*A. nikoense*) とネグンドカエデ (*A. negundo*) に近似の葉化石も日本の中新統からしばしば知られている。両者の小葉化石の外形はやや似ているが，現生種と同様に化石葉の場合にも脈端の特徴から容易に区別できる。すべての化石種の分類学的詳細については別に報告するが，ここ

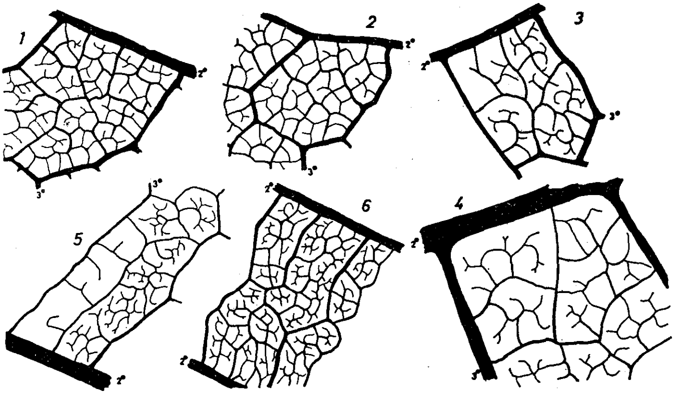

Fig. 4. Fine venation of some fossil species and their similar extant species of *Acer* ×10.
1. *A. subnikoense* Tanai et Ozaki. Tatsumitoge, Tottori Prefecture (Late Miocene). NSM-PP-16012.
2. *A. nikoense* Maxim. H. U. P. B. slide no. 228.
3. *A. arcticum* Heer. Lectotype, Swedish Museum of Nat. History (Heer, 1876; pl. 22, fig. 7).
4. *A. spicatum* Lam. U. S. G. S. slide. no. 9613.
5. *A. subcarpinifolium* Tanai. Rubeshibe, Hokkaido (Early Pliocene). Holotype, U. H. M.P. no. 25909.
6. *A. carpinifolium* Sieb. et Zucc. H. U. P. B. slide no. 227.

では化石の近似現生種の属する節に纏め，地質時代における太平洋を挾んだ両大陸での各節の消長について述べる。

東アジアと北アメリカの両大陸において，I群ではSpicata節が最も古くて第三紀初期から出現し始めた[1]。北アメリカではそれ以後の第三紀化石は未確認であるが，現在は東北部に分布している。一方，東アジアでは第三紀および現在も比較的広い分布を示し，現生種の一部はヒマラヤ地域にのびる。Spicata節よりやや遅れて，北アメリカではGlabra節とNegundo節が始新世中頃から出現して新第三紀を通じて広く多産し，現在では前者は西南部に，後者は東部と西南部に分布している。東アジアではGlabra節の化石は未発見であるが，Negundo節に属する葉や羽果化石は各地の中新統から知られ，鮮新世以降は発見されない。これら以外のI群の節はいずれも中新世初期以降に出現し，東アジアではMacrantha・Palmata・Trilobata・Arguta・Cissifolia・Indivisa・Macrophylla節の葉または羽果化石が知られ，Macrophylla節を除けば現在でもかなり広い分布を示す。とくにPalmata節は化石種数や産出個体数も多いことから考えると，比較的早くから多様化したようである。一方，北アメリカではMacrantha節が中新統のみにわずかに知られ，古第三紀末に出現したMacrophylla節は新第三紀を通じて多産し，現在では西海岸に沿った地域にのみ分布する。Macrophylla節に属するアラスカの中新世種の葉および羽果化石が，カムチャッカ・沿海州・北海道の中新統中〜上部から発見される。したがって，この節は北アメリカからカムチャッカを経て，中新世に東アジアに入ったと推定される。

II群の節で早くから出現したのは，両大陸とも暁新〜始新世以降に認められるDistyla・Rubra・Campestriaの3節である。この中でDistyla節の古第三紀化石は分類上に多少疑問があるので，確実に古い節であるかは明らかではない。しかし，RubraとCampestria節は葉と羽果化石が豊富に知られ，分類上もほとんど問題はない。前者が北アメリカでは東アジアよりも早く出現し，後者は東アジアで早く出現したことは，それぞれの節の現在の分布から考えても興味深い。しかもこの2節に属する化石の両大陸での産出地域や産出量[2]をも考え合せると，Rubra節は北アメリカで出現した後に古第三紀末に東アジアに入り，逆にCampestria節は東アジアで出現した後に中新世にアラスカを経てオレゴン州にまで達したという推定ができる。II群のその他の多くの節は新第三紀以降に出現した。とくにPlatanoideaとSaccharinaの2節

---

1) 東アジアでは暁新世の陸成層が未確認であるために，第三紀最古期のカエデ属は確認できないが，Spicata節は北アメリカと同様に暁新世まで溯れるであろう。

2) Rubra節は北アメリカでは始新世以降，種数も産出個体数も第三紀を通じて多いが，東アジアでは主として各地の中新統から発見されるものの産出量は必ずしも多くない。一方Campestria節は東アジアでは始新〜中新統に普通に発見されるが，北アメリカではアラスカ・アイダホ・オレゴン州の数地域からまれに知られるのみである。

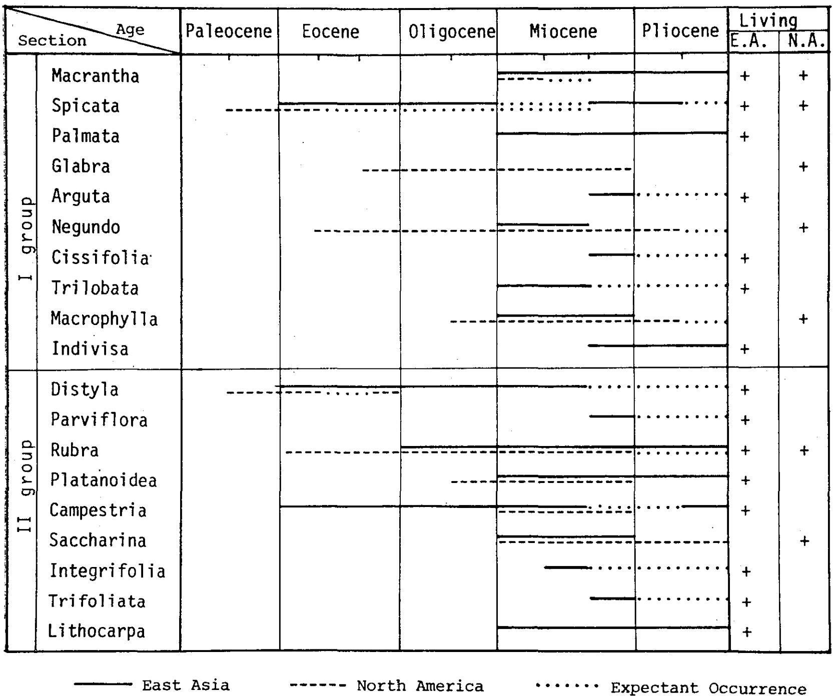

Fig. 5. Tertiary distribution of the sections of the genus *Acer* in the northern Pacific region.

は両大陸でほぼ同じ頃に出現し，前者の化石が東アジアに多く後者が北アメリカに多いことは，この2節の現生種の分布から考えても充分に理解される。この他に東アジアのみに Integrifolia・Trifoliata・Parviflora・Lithocarpa 節の化石が中新世中期以降に出現したが，これらの節はカエデ属の中では比較的新しいグループに属するかもしれない。

Acer・Goniocarpa・Syriaca の3節の現生種の大半はヨーロッパから中東アジアに分布する。それらの化石が東アジアと北アメリカ大陸の第三系から全く発見されないことは，極めて興味深い。また，東アジアに現生種をもつにも拘らずI群の Pubescentia 節とII群の Decandra・Pentaphylla・Laurina 節は化石として未発見である。これらは化石葉の場合には他属との識別が難しいことによるが，比較的新しい節とも考えられる。

ヨーロッパ地域の第三系からも極めて多数のカエデ属の化石種が報告されてきたが，それらの分類にはかなり問題が多い。最近になってそれらの再検討が一部の研究者に

よって為されつつあるが（Hanthke, 1965；Walther, 1972；Prochazka & Buzek, 1975；Mai, 1974），必ずしも満足すべきものではない。筆者は原標本の一部のみしか微細脈を検討していないので，東アジアや北アメリカの場合とは同様に論じられないが，原記載と図版から判断しつつ整理してそれぞれの近似現生種の属する節を考察した。ヨーロッパではII群の Acer と Goniocarpa の2節が始新世から出現して新第三紀を通じて発見され，現生種の多くは南部〜東南部に分布する。I群の Spicata 節と Negundo 節の化石も古第三紀末にまれに報告されているが，これらは再検討の必要がある。II群の Rubra・Platanoidea・Saccharina 節は漸新世末〜中新世初期に出現し，それらの化石は中新統から多数の種が知られている。とくに Rubra 節の化石は北アメリカの新第三紀のものを凌ぐほどに多様であったが，鮮新世末にはヨーロッパでは絶滅した。Palmata 節は中新世中期に出現し，葉や羽果化石が新第三系からまれに報告されているが，第四紀初期に絶滅した。これらの他に，分類上に多少の疑問はあるが，Campestria・Syriaca 節に属する化石が鮮新統から知られている。要するに，ヨーロッパにおけるカエデ属の歴史は東アジアや北アメリカとはやや異なっているが，他の温帯属の場合でも同様なことが多いので，北半球の第三紀植物地理を考察する上にその地史学的意義は重要であろう。

6. **むすび** 化石葉との比較の必要性から現生葉の脈系を検討してゆく過程で，現生のカエデ属が脈系の特徴から2群に分けられること，また多くの形質を総合した緒方（1967）の分類系が脈系の特徴とよく一致することが確かめられた。そこで化石種と現生種との類縁関係を脈系を中心として追究し，緒方の分類系に従って節の単位で第三紀のどの時代まで溯れるかを検討すると，Spicata・Distyla・Rubra・Campestria・Acer の5節がカエデ属の中では古い系統と考えられる。Acer 節のみはヨーロッパ地域に限られるが，他の4節は北アメリカまたは東アジアで古第三紀に出現し，古第三紀末〜中新世初期にはさらに多くの節が北半球に出現してカエデ属は極めて多様となった。26 節の中で Pubescentia・Decandra・Laurina・Pentaphylla を除く 22 節は，すべて中新世末までに化石として知られている。しかし，東アジアと北アメリカ大陸では第三紀におけるカエデ属の進化発達史には多くの共通性があるが，ヨーロッパ主部での歴史はかなり固有であった。

カエデ属の進化系統について各節の多くの形質に化石の産状を加えて考えると，第三紀初期にはすでに5系統が存在したと思われる（Fig. 6)。Spicata 節を頂点とするI群の系統は，他の Distyla・Rubra・Campestria・Acer 節を頂点とするII群の系統とは類縁的にやや遠く，この2つの群の祖先は白亜紀に溯らざるを得ない。しかも，このI群に属する現生種がアジアを中心として分布し，わずかに一部が北アメリカに分布することは注目すべきであろう。ただ1種の例外として *A. tataricum* L.（Trilobata 節）はヨーロッパ西南部〜西アジアに現在かなり広く分布するが，ヨーロッパ主

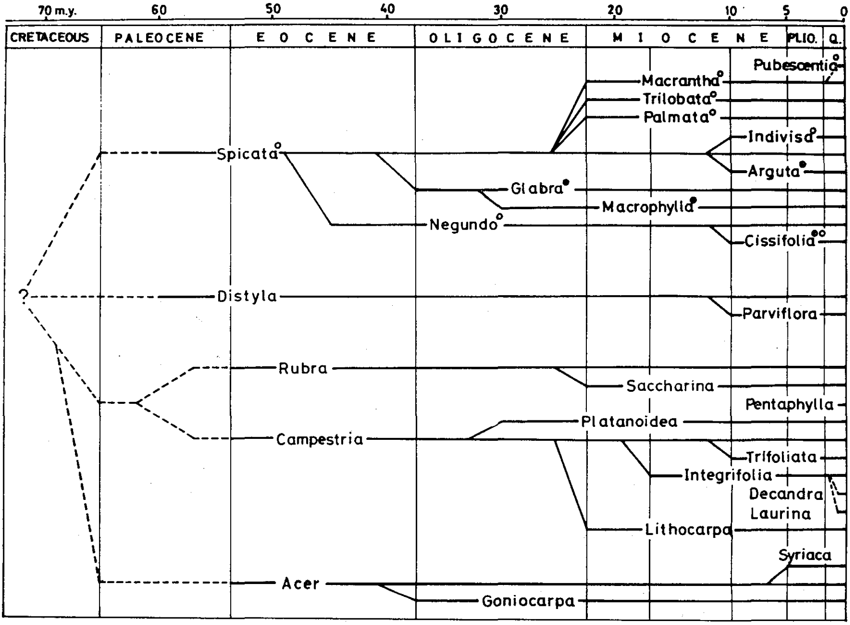

Fig. 6. Probable phylogenetic relationships of the genus *Acer*.
Open circle: Free-ending veinlets gradually thinning. Solid circle: Free-ending veinlets terminating with thick tips.

部に近縁な第三紀化石種の記録のないことから考えると，比較的新しい時代にアジアから入ったものかも知れない。II群の中で Rubra 節と Campestria 節の系統はかなり近縁であるが，化石の産状から見るとその分化は遅くとも第三紀初期までに行なわれたと思われる。また，ヨーロッパのカエデ属の歴史は，Acer 節を頂点とする系統が II 群の他の節とは類縁的にやや遠いことを示している。しかもこの系統に属する現生種の大半がヨーロッパから西アジアに分布し，一部はトルクメン・ヒマラヤへ分布を延ばしていることも注目すべきである。Distyla-Parviflora 節の系統については化石記録が少ないので，今後さらに資料を集めて検討する必要があろう。

引用文献

Dilcher, D. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. Bot. Rev. 40 : 1-157.　Doyle, J. A. & Hickey, L. J. 1976. Pollen and leaves from the mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. In C. A. Beck (edit.) : Origin and Early Evolution of the

Angiosperms. pp. 139-206, Columbia Univ. Press, New York. Fang, W.P. 1939. A monograph of Chinese Aceraceae. Contr. Biol. Lab., Sci. Soc. China, Bot. Ser. **11** : 1-346. ——. 1966. Revisio Taxorum Aceracearum Sinicarum. Act. Phytotax. Sin. **11**(2) : 139-189 (in Chinese). Hantke, R. 1965. Die fossilen Eichen und Ahorne aus der Molasse der Schweiz und von Oehningen (Süd-Baden). Neujahrbl. Naturforsch. Gesell. Zürich 1965, **167** : 1-140. Hara, N. 1962. Histogenesis of foliar venation of *Daphne pseudo-mezereum* A. Gray. Bot. Mag. Tokyo **75** : 107-113. 原 襄 1968. 葉脈の前形成層の分化, 植物学雑誌, **81**(5) : 158-169. Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. Amer. Jour. Bot. **60** : 17-33. —— & Wolfe, J.A. 1975. The base of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. Ann. Missouri Bot. Gard. **62**(3) : 538-589. Hu, H.M. & Cheng, W.C. 1948. New and noteworthy species of Chinese *Acer*. Bull. Fan. Mem. Inst. Biol. n. ser. **1** : 199-212. Koidzumi, G. 1911a. Revisio Aceracearum Japonicarum. Jour. Coll. Sci. Univ. Tokyo, **32**(1) : 1-75. ——. 1911b. Observations on the Aceraceae. Bot. Mag. Tokyo, **25** : 42-61, 97-113. Lersten, N. 1965. Histogenesis of leaf venation in *Trifolium Wormskioldii* (Leguminosae). Amer. J. Bot. **52** : 767-774. Mai, D.H. 1974. Buchbesprechungen, Walther, H.: Studien über tertiäre *Acer* Mitteleuropas. Fedd. Repert. **85** : 767-772. Melville, R. 1976. The terminology of leaf architecture. Taxon, **25** : 549-561. Momotani, Y. 1961. Taxonomic study of the genus *Acer*, with special reference to the seed proteins. I. Taxonomic characters. Mem. Coll. Sci., Univ. Kyoto, ser. B, **28** : 455-470. ——. 1962a. do. II. Analysis of protein. ibid., **29** : 81-102. ——. 1962b. do. III. System of Aceraceae. ibid., **29** : 177-189. Mouton, J.A. 1970. Architecture de la nervation foliare. Compt. Rend. 92 Congr. Nat. Sci. Sav., Strasbourg & Colmar. **3** : 165-176. Ogata, K. 1965. A dendrological study on the Japanese Aceraceae, with special reference to the geographical distribution. Bull. Tokyo Univ. Forest, **60** : 1-99. ——. 1967. A systematic study of the genus *Acer*. ibid. **63** : 89-206. Pax, F. 1885. Monographie der Gattung *Acer*. Allgemeiner Teil. Engler's Bot. Jahrb. **6** : 287-374. ——. 1886. do. Spezieller Teil. ibid. **7** : 177-263. ——. 1902. Aceraceae. Engler's Pflanzenreich. IV **163**(8) : 1-89. Pojarkova, A.I. 1933. Botanico-geographical survey of the maples in USSR, in connection with the history of the whole genus *Acer* L. Act. Inst. Bot. Acad. Sci. USSR, ser. 1, **1** : 224-374 (in Russian with English summary). Pray, T.R. 1954. Foliar venation of angiosperm.

I. Mature venation of *Liriodendron*. Amer. Jour. Bot., **41** : 663-670. ——. 1955. do. II. Histogenesis of the venation of *Liriodendron*. ibid., **42**: 18-27. 1963. Origin of vein endings in angiosperm leaves. Phytomorph., **13**: 60-81. Prochazka, M. & Bůžek, Č. 1975. Maple leaves from the Tertiary of North Bohemia. Rozp. Ustred. ustav. Geol. **41** : 1-86. Rehder, A. 1905. The maples of eastern continental Asia. In C.S. Sargent : Trees and Shrubs. v. **1**, pp. 131-181. ——. 1940. Manual of cultivated trees and shrubs. MacMillan Co., New York, pp. 566-586. ——. 1949. Bibliography of cultivated trees and shrubs. pp. 412-429. Slade, B.F. 1957. Leaf development in relation to venation, as shown in *Cercis siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudoplatanus* L. New Phytol., **56**: 281-300. ——. 1959. The mode of origin of vein-endings in the leaf of *Liriodendron tulipifera* L. New Phytol., **58** : 299-305. Tanai, T. 1972. Tertiary history of vegetation in Japan. In A. Graham : Floristics and Paleofloristics of Asia and eastern North America. pp. 235-255, Elsevier Co., Amsterdam. Walther, H. 1972. Studien über tertiäre *Acer* Mitteleuropas. Abh. Staatl. Mus. Min. Geol., **19**: 1-309. Wolfe, J.A. 1973. Fossil forms of Amentiferae. Brittonia, **25**(4) : 334-355.

Summary

In order to compare precisely the fossil leaves with those of the extant species, the vein system of 117 living species of the genus *Acer* have been examined by the cleared leaf method. Based on the areolation and minor venation charcters, all the species of the world are classified into two groups. In the first group the freely-ending veinlets ramify more than twice within the ultimate areoles, while in the second group the ultimate veinlets are mostly lacking or single, and rarely once branching. The taxonomic systems of the genus *Acer* has been proposed by various authors, since Pax (1885-1886) first described the detailed systematics. Compared with these systems, the above-mentioned classification are well consistent with the system proposed by Ogata (1967). He classified 140 species of the genus *Acer* into 26 sections, based synthetically on all the exomorphic characters. Following to Ogata's system, the minor venation characters of each section are briefly described with the representative illustrations (Figs. 1-2).

The fossil species of the genus *Acer* have been commonly known in the Tertiary of the Northern Hemisphere, represented by leaves (or leaflets) and winged seeds. Examination of previously described and some undescribed leaves from the Tertiary indicates that there were at least 37 species in East Asia and 17 species in North America. Paying attention to the minor venation preserved in fossil leaves, their modern relationships are also clarified. Figure 5 shows Tertiary distribution of each section in East Asia and western North America bodering the Pacific. Fossil occurrence reveals that five lineages are confirmed in the genus *Acer* during older Tertiary time: they are the section Spicata in the first group, and the sections Distyla, Rubra, Campestria and Acer of the second group. The ancestor of these lineages may be back to the Late Cretaceous time. Considering the fossil species together with the venation characters of their similar extant species, the probable phylogenetic relationships of the genus *Acer* are shown in Fig. 6.

○高等植物分布資料 Materials for the distribution of vascular plants in Japan.

97 チシマギキョウ *Campanula chamissonis* Fedorov 蔵王連峰馬ノ神岳 (1644 m) 南斜面，標高 1400～1500 m 付近の岩場や岩礫地 （上山 402381-43） から，2ヶ所にわたって数十株を越すチシマギキョウの群落が見出された。この付近にはハイマツ，ミヤマハンノキ，コメツツジ，イワウメ，ミネヤナギ，アカモノなどの灌木や，チシマゼキショウ，ハクサンイチゲ，ミヤマキンバイ，イワテトウキ，イブキトラノオ，ネバリノギランなどの草本が生え，中～乾性のお花畑が発達している。

東北地方における本種の産地は，出羽山脈や北上山脈および脊梁山脈北部の裏岩手連峰が知られていた。脊梁山脈南部に位置する馬ノ神岳の自生は，1975年に仲村得喜秀氏によって見出されたものであり，1976年8月2日に鈴木六一郎氏によって再確認された。1977年7月24日，鈴木氏とその自生状況を観察することができた。馬ノ神岳は，既にカラマツ自生北限地としても知られている山である。標本は，国立科学博物館 (TNS 344349) と東北大学理学部生物学教室に納めてある。

（宮城県白石市[redacted] 上野雄規，Yūki Ueno）